Beitrag zum Paarungsverhalten der Wasserfledermaus, *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819), im Winterquartier

Von E. Grimmberger, H. Hackethal und Z. Urbańczyk

Eingang des Ms. 11. 6. 1986

Abstract

Contribution to the mating behaviour of the Daubenton's bat, Myotis daubentoni (Kuhl, 1819) in a winter quarter

A description of the mating behaviour of *Myotis daubentoni* in a overwintering site is given. In particular the paper considers the microclimatic conditions, the males search of a mating partner, the behaviour of both sexes during the copulation, their duration and the different state of torpidity and activity of ♂ and ♀.

The results are discussed in connection with the relevant literature.

Einleitung

Die Paarungszeit der europäischen Fledermäuse beginnt mit der Auflösung der Wochenstuben im Spätsommer. Bei vielen Arten erstreckt sie sich über den Aufenthalt im Winterquartier bis in das Frühjahr. Uterus und Vagina der ♀♀ befinden sich von Beginn der Paarungszeit an im Zustand des Proöstrus und verbleiben den Winter über in diesem. Bei den ♂♂ befinden sich den ganzen Winter über reife Spermien im Nebenhoden (Racey 1972; Kulzer 1981). Findet im Herbst oder Winter eine Begattung statt, dann verbleiben die Spermien im weiblichen Genitaltrakt in einem Ruhezustand. Erst im Frühjahr erfolgt die Ovulation und – nach Reaktivierung der Spermien – die Befruchtung der Eizelle. Lediglich bei der Landflügelfledermaus *(Miniopterus schreibersi)* wird auf einem anderen Weg das gleiche Ziel erreicht. Bei den ♂♂ von *Miniopterus* befinden sich während des Winters keine Spermien mehr in den Nebenhoden, Winterkopulationen kommen bei dieser Art nicht vor (Gustavson 1979). Gleich nach der Begattung im Herbst erfolgt auch die Befruchtung der Eizelle. Die Embryonalentwicklung wird dann aber auf einer frühen Entwicklungsstufe unterbrochen (Keimruhe) und setzt erst im Frühjahr wieder ein. Beide Fortpflanzungsstrategien stellen eine Anpassung der Fledermäuse an das Leben in der gemäßigten Klimazone dar. Eine ähnliche Fortpflanzungsstrategie weisen aber auch einige tropische Glattnasen-Fledermäuse auf, die auf diesem Weg erreichen, daß ihre Jungen zu Beginn der Regenzeit geboren werden (Fenton 1983).

Paarungen im Winterquartier sind bei einer ganzen Reihe von Fledermausarten beobachtet worden, so bei der Teichfledermaus *(Myotis dasycneme)*, der Kleinen Bartfledermaus *(Myotis mystacinus)*, der Fransenfledermaus *(Myotis nattereri)*, der Mopsfledermaus *(Barbastella barbastellus)*, dem Braunen Langohr *(Plecotus auritus)*, besonders häufig aber bei der Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)*.

Roer und Egsbaek haben das Paarungsverhalten von *M. daubentoni* im Winterquartier bereits 1969 ausführlich beschrieben. Unsere Arbeit ergänzt diese Untersuchung und belegt Verhaltensweisen fotografisch. Weiterhin werden Vergleiche mit dem Paarungsverhalten anderer Säugetiertaxa angestellt.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/87/5203-0133 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 52 (1987) 133–140

ISSN 0044-3468



Abb. 1. In 35 bis 50 m Tiefe unter der Erdoberfläche liegt hier das Fledermausreservat „Nietoperek". Als Ein- und Ausflugmöglichkeiten können die Fledermäuse neben dem Haupteingangsstollen die wie hier auf den Feldern befindlichen zerstörten Panzertürme nutzen. (Foto: E. Grimmberger)

Ergebnisse

Im Fledermausreservat Nietoperek (Woiwodschaft Gorzow) in Westpolen überwintern neben 11 anderen Fledermausarten jeweils auch mehrere 1000 Wasserfledermäuse. Bei diesem Quartier (Abb. 1) handelt es sich um ein System von 35–50 m unter der Erdoberfläche gelegenen und über 30 km langen Betontunneln und Kammern mit mehreren Ausgängen (Bagrowska-Urbańczyk und Urbańczyk 1983). Durch fast stufenlos ineinander übergehende unterschiedliche Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbereiche bestehen für die Fledermäuse ideale Überwinterungsbedingungen. Sie können praktisch jedes Mikroklima auswählen. Da kaum Spalten vorhanden sind, hängen die Tiere meist gut sichtbar frei an der Wand oder in Mauerlöchern (Abb. 2). Insgesamt wurden in den Jahren 1975–1986 49 Paarungen von *Myotis daubentoni* registriert. Die früheste Paarung wurde am 13. 9. 1985 festgestellt. Da keine regelmäßigen Kontrollen erfolgen konnten und bei der Größe des Quartiers auch unterschiedliche Abschnitte erfaßt wurden, ist die Paarungshäufigkeit in den einzelnen Monaten schwer zu vergleichen. Die maximale Paarungsaktivität (etwa 70 % aller Paarungen) lag in der Zeit von Oktober bis November. Die spätesten Paarungen wurden am 15. 3. 1986 und am 28. 3. 1986 festgestellt.

Die Temperatur lag in den Quartierabschnitten mit Paarungsaktivität zwischen 7,5–9,2 °C, die Luftfeuchtigkeit um 100 %. Wie bereits Roer und Egsbaek (1969) beschrieben, fliegen die paarungsaktiven ♂♂ im Winterquartier umher und finden ein artgleiches ♀ offenbar nach der Methode Versuch und Irrtum. So konnten wir am 27. 1. 1985 beobachten, wie ein aktives ♂ in einem aus *M. daubentoni*, *M. myotis* und *P. auritus* bestehenden Cluster nach einem ♀ suchte. Es kroch dabei zwischen und über den schlafenden Tieren herum, biß in deren Nackenfell oder in die Ohren, zwängte den Kopf unter das jeweils untersuchte Tier und kontrollierte die Genitalregion, in kurzen Pausen dazwischen leckte es das eigene Genitale. In kurzer Zeit wurden so alle Tiere des Clusters unabhängig von ihrer Artzugehörigkeit im Winterschlaf gestört. Sie äußerten dabei die typischen, langgezogenen schrillen Laute im Winterschlaf gestörter Fledermäuse, ver-

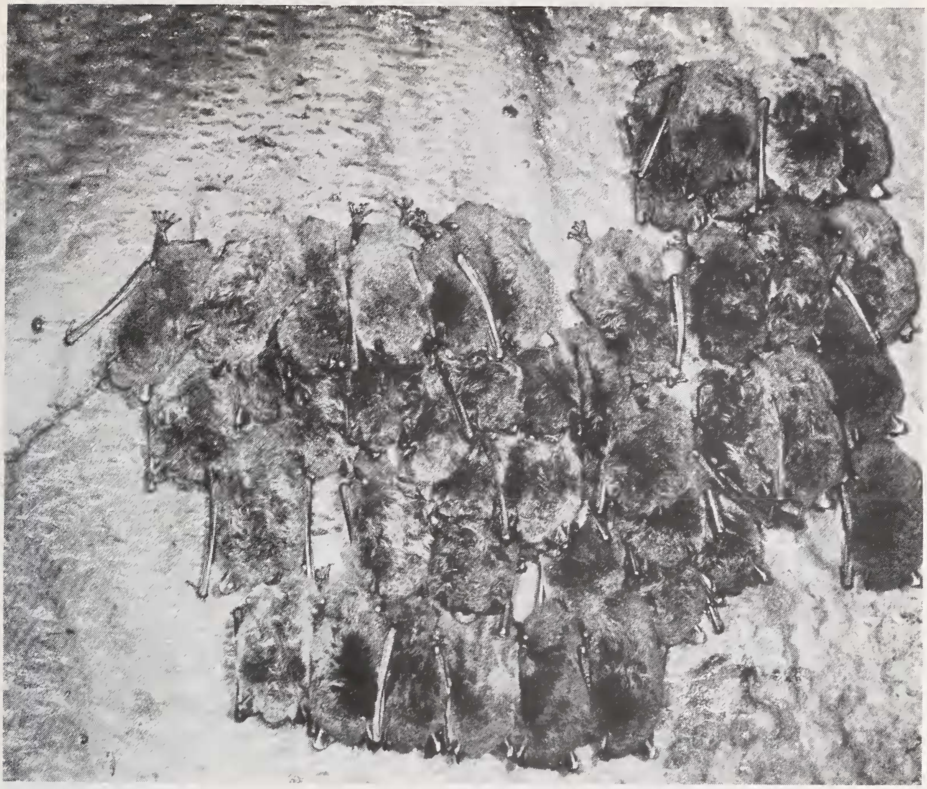


Abb. 2. Cluster aus über 40 *Myotis daubentoni* in „Nietoperek". (Foto: E. Grimmberger)

stummten aber rasch wieder, wenn sich das ♂ einem anderen potentiellen Partner zuwandte. Hat das ♂ ein ♀ gefunden, nimmt es die Paarungsstellung ein (Abb. 3). Das ♂ umfaßt in der Regel mit seinen Unterarmen die des ♀, sein Rumpf ruht auf dem Rücken des ♀, sein Kopf reicht bis in dessen Nackenregion. Die Ohren halten beide Geschlechter seitlich abgespreizt, nicht wie sonst im aktiven ungestörten Zustand aufgerichtet. Sowohl das ♂ als auch das ♀ halten sich mit den Hinterfüßen an der Unterlage fest. Zu Beginn betrommelt das ♂ das schlafende ♀ mit den Unterarmen, tritt es mit den Hinterfüßen, reibt seinen Kopf an dessen Nackenregion oder beißt auch in das Nackenfell oder die Ohren. Offenbar erst wenn auch das ♀ aktiv zu werden beginnt, erfolgt die Intromission des Penis unter dem Uropatagium des ♀. Da die Vespertilionidae in Ruhe das Uropatagium auf den Bauch schlagen, muß das ♀ dieses vor der Einführung des Penis etwas abspreizen. Es folgten dann Phasen, in denen das ♂ für einige Sekunden frequente Beckenbewegungen ausführte, dabei biß es z.T. in das Nackenfell oder die Ohren des ♀, wobei dieses mit aufgerissenem Maul und angehobenem Kopf laut zeterte (Abb. 4). Danach saß das Paar einige Minuten ruhig, das ♂ stützte dabei Oberkörper und Kinn auf das ♀. Da das ♂ dann wieder in gleicher Weise aktiv wurde, entstand der Eindruck einer Paarung mit mehreren Ejakulationen. Die Dauer des gesamten Paarungsablaufes lag etwa zwischen 15–30 Minuten. Bei den von uns beobachteten Paaren waren die ♂♂ immer voll aktiv und flugfähig. In einigen Fällen flogen sie nach Anleuchten ab, in anderen Fällen ließen sie sich selbst durch intensives Fotografieren nicht stören. Wurden Paare von der Wand abgenommen, war der erigierte Penis der ♂♂ sichtbar, die ♂♂ flogen von der Hand



Abb. 3. Paarungsstellung von *Myotis daubentoni.* Beachte die Haltung des Männchens und die bei beiden Geschlechtern seitwärts abgespreizten Ohren. (Foto: E. Grimmberger)

sofort ab. Die ♀♀ waren in allen Fällen noch mehr oder weniger torpid, ein Abfliegen von der Hand war ihnen nicht möglich, sie konnten dagegen an der Wand entlang kriechen.

Bemerkenswert war, daß bei den Beobachtungen am 27. 1. 1985 Paarungen nur in einem kleinen Abschnitt des Stollensystems festgestellt wurden, in anderen mikroklimatisch ähnlichen Abschnitten jedoch nicht.



Abb. 4. Während der Paarung zetert das Weibchen wiederholt mit offenem Maul und angehobenem Kopf. Die geöffneten Augen des Männchens weisen gegenüber den geschlossenen des Weibchens auf die unterschiedlichen Aktivitätsgrade hin. (Foto: E. GRIMMBERGER)

Diskussion

Bei *M. daubentoni* erfolgen Paarungen ab August (KLAWITTER 1980); sie können dann über den ganzen Zeitraum des Aufenthaltes im Winterquartier bis in den April hinein beobachtet werden. Unsere Beobachtungen belegen Paarungen von September bis Ende März mit einem Maximum im Oktober und November. EGSBAEK stellte ebenfalls wieder-

holte Paarungen im März und im ersten Aprildrittel fest (Roer und Egsbaek 1969), auch Steinborn und Vierhaus (1984) beschrieben Paarungen im März. Die der Wasserfledermaus sehr ähnliche nordamerikanische Art *Myotis lucifugus* zeigt ebenfalls bereits ab Ende August im späteren Winterquartier Paarungsaktivität. Der Paarungsmodus ist bei dieser Art zu diesem Zeitpunkt jedoch ein gänzlich anderer, da die ♂♂ rufend an bestimmten Stellen des Quartiers hängen und von den ♀♀ aufgesucht werden, mit denen sie sich dann z.T. paaren. Bei den späteren Paarungen in der Zeit des Winterschlafes zeigt *M. lucifugus* dann ein ganz ähnliches Verhalten wie *M. daubentoni* (Fenton 1983).

Bemerkenswert erscheint an unseren Beobachtungen, daß die Paarungen in Abschnitten des Winterquartiers mit relativ hohen Temperaturen (7,5–9,2 °C) erfolgten, während in anderen Teilen des Quartiers Wasserfledermäuse bei wesentlich niedrigeren Temperaturen (z.T. unter 3 °C) Winterschlaf hielten. Die Frage, ob die Lautäußerungen der ♀♀ bei der Paarung andere ♂♂ im Sinne einer Stimmungsübertragung ebenfalls zu Paarungsaktivitäten stimulierten, muß offen bleiben. Die Tatsache, daß wir in mikroklimatisch ähnlich günstigen Bereichen an einer Stelle mehrere Paarungen sahen, an anderen Stellen jedoch keine, läßt daran denken. Eine Stimmungsübertragung durch Lautäußerungen beschrieb z.B. Neuweiler (1969) bei dem Flughund *Pteropus g. giganteus,* bei welchem es dann zu Massenkopulationen kommt. Während Roer und Egsbaek (1969) annehmen, daß das ♂ ein ♀ in erster Linie taktil erkennt, indem es bei beiden Geschlechtern die Anogenitalregion mit erigiertem Penis abtastet, hatten wir den Eindruck, daß die Geschlechterfindung vorwiegend olfaktorisch durch Nasogenitalkontakt des ♂ beim ♀ erfolgt. Eine solche Kontaktaufnahme kommt praktisch bei allen Säugetiermännchen bei der Suche nach einem brünstigen ♀ bzw. während des Paarungsvorspiels vor.

Da das ♂ alle Fledermäuse eines gemischten Cluster durch seine Suche auch zu Lautäußerungen veranlaßt, könnten auch diese zumindest zum Erkennen artgleicher Tiere führen. Ob zusätzlich geschlechtsspezifische Unterschiede in den Lautäußerungen von im Winterschlaf gestörten Tieren einer Art bestehen, bedarf einer weiteren Klärung. Die Tatsache, daß bei gleichgeschlechtlichen Partnern die Paarungseinleitung bald abgebrochen wird (Roer und Egsbaek 1969), könnte auf solche Unterschiede zurückgehen.

Zur Paarungsstellung schrieb Koch (1865): „Die Begattung verrichten die Fledermäuse, wie die meisten Thiere der Ordnung Primates von vorn, wobei sie sich mit den Vorderextremitäten umklammern.“ Inzwischen ist seit langem bekannt, daß diese wie bei fast allen Säugetieren a tergo erfolgt. Eine Ausnahme bilden hier lediglich der zu den Kloakentieren (Monotremata) gehörende Australien-Kurzschnabeligel *(Tachyglossus aculeatus),* der auf der Seite liegend Bauch an Bauch kopulieren soll (Ewer 1976), die Wale sowie einige höhere Primaten mit ihrer auch im Sexualverhalten größeren Variationsbreite.

Unsere Beobachtungen des Paarungsablaufes bei *M. daubentoni* decken sich weitgehend mit der Beschreibung der Paarung bei *M. mystacinus* und *M. daubentoni* durch van Nieuwenhoven (1956) sowie der bei *M. lucifugus* durch Fenton (1983) und bei *Nyctalus noctula* durch Kleiman und Racey (1969). Typisch sind neben der bereits beschriebenen Körperhaltung ein angedeuteter oder tatsächlicher Nackenbiß (z.T. auch in Kopfhaut oder Ohren) des ♂ beim ♀ sowie schrille Lautäußerungen des ♂ mit emporgehobenem, geöffnetem Maul.

Ein Nackenbiß des ♂ (besser „Nackengriff“, da in der Regel ohne Verletzungen) kommt als stammesgeschichtlich altes Merkmal (Tembrock 1983) sowohl bei Echsen als auch in vielen Säugetierfamilien, z.B. Soricidae, Pteropidae, Viverridae, Mustelidae, Felidae, Gliridae vor (Ewer 1976). Ob der bei Fledermäusen zu beobachtende Nackenbiß ein homologes Verhalten zum Nackenbiß bei anderen Säugetierfamilien darstellt, erscheint nicht sicher. Möglicherweise dient das Beißen in das Nackenfell bei Fledermäusen eher der Stimulierung des ♀, zumal der Nackenbiß nicht so gerichtet wie z.B. bei Raubtieren ausgeführt wird. Die lange Dauer der Kopulation von etwa 15 Minuten oder länger wurde von Kleiman und Racey (1969) auch für *Nyctalus noctula* erwähnt. Brown (1985) stellte

bei *Antrozous pallidus* sogar fest, daß das Paar mehrere Stunden in der Paarungsstellung verblieb. Eventuell erfolgen bei der Wasserfledermaus in diesem Zeitraum mehrere Ejakulationen.

Einmalig bei Säugetieren dürfte der Unterschied im Wachheits- und Aktivitätsgrad zwischen ♂ und ♀ bei der Paarung im Winterquartier sein. Während das ♂ voll aktiv ist, befindet sich das ♀ noch in der Aufwachphase aus dem Winterschlaf in einem semitorpiden Zustand. Das schließt die bei Säugetieren ebenso einmalige Situation ein, daß das ♀ keine Möglichkeit hat, sich der Begattung durch ein beliebiges ♂ zu entziehen, und daß bei den Winterpaarungen zwischen den ♂♂ keine Konkurrenz um die ♀♀ auftritt, d.h. alle adulten ♂♂ haben gleiche Paarungschancen, soweit diese nicht durch ihre unterschiedlichen Energiereserven limitiert sind.

Das bei fast allen Säugetieren anzutreffende mehr oder weniger ausgedehnte und oft sehr komplexe Werbeverhalten bzw. Paarungsvorspiel des ♂ dient sowohl dazu, einen artgleichen Partner anzulocken, als auch ihn dann in Paarungsbereitschaft zu versetzen, was wiederum den Paarungserfolg sichern hilft. Das präkopulatorische Verhalten des Fledermaus-♂ im Winterquartier beschränkt sich dagegen offenbar auf die Suche nach einem ♀ und auf das (partielle) Erwecken desselben. Da das Sperma ohnehin lediglich im weiblichen Genitaltrakt deponiert wird, zwischen Begattung und Ovulation mit anschließender Befruchtung der Eizelle jedoch Monate verstreichen, ist der Wachheits- bzw. Aktivitätsgrad des ♀ für den Erfolg der Paarung offenbar von untergeordneter Bedeutung. In diesem Zusammenhang ist auch darauf hinzuweisen, daß das Sexualverhalten von Säugetieren im wesentlichen von Zentren im Hypothalamus, limbischen System und Mittelhirn gesteuert wird, bei den ♂♂ die Funktion übergeordneter cortikaler Zentren jedoch von wesentlich größerer Bedeutung ist als bei ♀♀. Erektion und Ejakulation sind zwar auch bei Ausfall des Cortex möglich, zum Vollzug des normalen Paarungsablaufes müssen ♂♂ aber über eine weitgehend uneingeschränkte Funktion des Cortex (und somit der Vigilanz) verfügen (Bastock 1969).

Offenbar stört bei Fledermausweibchen eine Einschränkung der cortikalen Funktion als Folge des semitorpiden Zustandes das Paarungsverhalten nicht.

Zusammenfassung

Es wird über das Paarungsverhalten von *Myotis daubentoni* im Winterquartier berichtet. Im einzelnen wird auf mikroklimatische Bedingungen im Winterquartier, die Partnersuche des ♂, das Verhalten beider Geschlechter während der Paarung, die Dauer der Paarung sowie auf die unterschiedlichen Wachheits- bzw. Aktivitätsgrade beider Geschlechter eingegangen. Als eine Ausnahme im Paarungsverhalten bei Säugetieren wird hervorgehoben, daß die ♀♀ bei der Paarung im Winterquartier im Gegensatz zu den ♂♂ noch mehr oder weniger torpid und somit teilweise inaktiv sind. Die Ergebnisse werden anhand der Literatur diskutiert.

Literatur

Bagrowska-Urbańczyk, E.; Urbańczyk, Z. (1983): Structure and Dynamics of a Winter Colony of Bats. Acta theriol. **28**, 183–196.

Bastock, M. (1969): Das Liebeswerben der Tiere. Jena: VEB Gustav Fischer.

Brown, P. E. (1985). Copulation without intromission in the Pallid Bat. Seventh International Bat Research Conference, 19.–24. August 1985 (Abstracts), Aberdeen.

Ewer, R. F. (1976): Ethologie der Säugetiere. Berlin, Hamburg: Paul Parey.

Fenton, M. B. (1983): Just Bats. Toronto, Buffalo, London: University of Toronto Press.

Gustafson, A. W. (1979): Male reproductive patterns in hibernating bats. J. Reprod. Fert. **56**, 317–331.

Klawitter, J. (1980): Spätsommerliche Einflüge und Überwinterungsbeginn der Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)* in der Spandauer Zitadelle. Nyctalus (N.F.), Berlin 1, 227–234.

Kleiman, G. D.; Racey, P. A. (1969): Observations on noctule bats *(Nyctalus noctula)* breeding in captivity. Lynx **10**, 65–77.

Koch, C. (1865): Das Wesentliche der Chiropteren mit besonderer Beschreibung der in dem Herzogthum Nassau und den angränzenden Landestheilen vorkommenden Fledermäusen. Wiesbaden: Julius Riedner, Verlagshandlung.

KULZER, E. (1981): Winterschlaf. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde-Serie C, Nr. 14.
NEUWEILER, G. (1969): Zum Sozialverhalten von Flughunden *(Pteropus g. giganteus)*. Lynx **10**, 61–64.
NIEUWENHOVEN, J. P. VAN (1956): Ecological observations in a hibernation-quarter of cave-dwelling bats in South-Limburg. Naturhistor. Genootschap in Limburg **9**, 1–55.
RACEY, P. A. (1972): Viability of bat spermatozoa after prolonged storage in the epididymis. J. Reprod. Fert. **28**, 309.
ROER, H.; EGSBAEK, W. (1969): Über die Balz der Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)* (Chiroptera) im Winterquartier. Lynx **10**, 85–91.
STEINBORN, G.; VIERHAUS, H. (1984): Wasserfledermaus – *Myotis daubentoni* (LEISLER in KUHL, 1817). In: Die Säugetiere Westfalens. Ed. by R. SCHRÖPFER, R. FELDMANN und H. VIERHAUS. Münster: Westfälisches Museum für Naturkunde Münster, Landschaftsverband Westfalen-Lippe.
TEMBROCK, G. (1983): Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere. Band 2. Jena: VEB Gustav Fischer.

Anschriften der Verfasser: Dr. ECKHARD GRIMMBERGER, Steinstr. 58, DDR-2200 Greifswald; Doz. Dr. sc. HANS HACKETHAL, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Invalidenstr. 43, DDR-1040 Berlin; ZBIGNIEW URBAŃCZYK, Os.J.III. Sobieskiego 26 d/142, Polen – 60-683 Poznań

Phylogenetic relationships among four arvicolid genera

By BARBARA R. STEIN

Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA

Receipt of Ms. 27. 7. 1986

Abstract

Appendicular myology and osteology in four genera of arvicolid rodents, *Clethrionomys, Eothenomys, Alticola* and *Synaptomys*, were evaluated for characters useful in constructing hypotheses of phylogenetic relationships. Postcranial morphological data, combined with information on karyology, biochemistry, stomach, glandular, and external morphology, support a close evolutionary relationship among these taxa. Myological characters supported the monophyly of *Clethrionomys, Eothenomys* and *Alticola* and indicated the apomorphic nature of *Alticola* relative to the other two genera. In no instance was myology alone sufficient to distinguish *Clethrionomys* from *Eothenomys*. In contrast, osteology identified derived characters among species of *Clethrionomys*, whereas the genus *Synaptomys* was apomorphic both osteologically and myologically. Postcranial morphological data also indicated that within *Clethrionomys* the species *gapperi, glareolus* and *rutilus* are closely related; *C. rufocanus* is distinctive and is considered primitive within the genus. The presence of rooted molars is regarded as a derived character among these taxa and represents a character reversal in the proposed phylogeny. Heterochrony is hypothesized as a mechanism that would explain this arrangement.

Introduction

Within the Arvicolidae (HONACKI et al. 1982), a family comprising the voles (Microtini) and lemmings (Lemmini), the *Clethrionomys-Eothenomys-Alticola* group currently represents one of the most unstable areas of classification at the generic level (CORBET 1978). Although a close evolutionary relationship among these genera has long been hypothesized (MILLER 1896), attempts to document this relationship have not produced a single, generally accepted classification.

Owing to the abundance of Pleistocene rodent fossils, many arvicolid classifications have relied predominantly on cranial and dental characters (CORBET 1978). However, IMAIZUMI (1957) noted great confusion in the classification of Japanese voles resulting from

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/87/5203-0140 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 52 (1987) 140–156

ISSN 0044-3468